Carey F. G., Teal J. M., Kanwisher J. W. et al. Warm-bodied fish // Am. Zool.— 1971.— 11.— P. 135—143.
Carey F. G. Fishes with warm bodies // Sci. Am.— 1973.— **228** (2).— P. 36—44.
Graham J. B. Heat exchange in the yellowfin tuna, Thunnus albacares, and skipjack tuna, Katsuwonus pelamis, and the adaptive significance of elevated body temperatures in scombrid fishes // Fishery Bull.— 1975.— **73**, N 2.— P. 219—229.
Kishinouye K. Contributions to the comparative study of the socalled scombroid fishes // J. Cell. Agric. Imp. Univ. Tokyo.— 1923.— 8.— P. 293—475.
Santer R. M., Greer W. M. On the morfology of the heat ventricle in teleost fish (Teleostei) // Comp. Biochem. Physiol.— 1983.— P. 453—457.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 05.02.90

Comparative Morphology of Circulatory System in Some Scombroidei Fishes. Koshovsky A. A.— Vestn. zool., 1991, N 2.— Blood circulation system in Scombroidei with different development of counterflow heat exchange is considered, possible ways of its evolution are discussed.

УДК 591.483:599.537

О. В. Нечаева, М. В. Веселовский, С. А. Гилевич, В. Л. Гуло

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ ЦЕНТРЫ НЕРВНОЙ РЕГУЛЯЦИИ У ДЕЛЬФИНОВЫХ

Посвящается памяти Георгия Борисовича Агаркова

В лаборатории функциональной морфологии водных животных Института зоологии АН УССР на протяжении ряда лет проводится изучение морфологии периферической нервной системы китообразных. Особое внимание было уделено изучению иннервации различных систем и органов черноморских дельфинов. Настоящая статья посвящена морфологии вегетативных ганглиев, являющихся основным структурным элементом автономной нервной системы. Изучались интрамуральные ганглии, входящие в состав нервного сплетения различных отделов пищеварительного тракта, а также мочеполовой системы трех видов дельфинов — белобочки (*Delphinus delphis* L.), афалины (*Tursiops truncatus*) и морской свиньи (*Phocoena phocoena* L.). Представленная работа является попыткой не только обобщить морфологические наблюдения, но и дать им функциональную интерпретацию.

Для изучения нервной ткани использованы классические методики импрегнации солями азотнокислого серебра с последующей докраской кармином. Наиболее адекватной материалу исследования оказалась методика Бильшовского-Грос в модификациях Лаврентьева, Кампоса и в оригинальной модификации.

Результаты проведенных нейрогистологических исследований показали, что нервноклеточные элементы входят в состав интраорганных нервных сплетений языка, желудка и двенадцатиперстной кишки, почек, матки и влагалища дельфинов. Вегетативные нейроны различаются между собой по форме и размерам, при этом все они укладываются в классификацию А. С. Догеля — это двигательные нейроны I типа и нейроны II типа, выполняющие рецепторную функцию. Критерием для отнесения нервной клетки к тому или иному типу служила ее форма. В монографии «Ультраструктура нервной системы» (Питерс и др., 1972) по этому поводу сказано следующее: «...так как конфигурация нервной клетки отражает особенности ее связей, то наиболее характерным признаком нейрона может служить его форма. Таким образом, форма нейрона является ключом к пониманию его роли в нервной системе».

Большое количество микроганглиев, а также отдельных нейронов обнаружено в межмышечном и слизистом нервных сплетениях языка

дельфинов. Количество клеток в узле варьирует от 2—3 до 40—50 ед. (в нижних слоях слизистой оболочки), наиболее часто встречаются ганглии, содержащие 10—15 клеток. Как правило, ганглии окружены соединительнотканной капсулой, имеют округлую или продолговатую форму. Очень часто ганглиозные образования располагаются в непосредственной близости к железам языка, между ними наблюдаются нервные связи. На наличие нервных узлов в местах скопления железистой ткани в гортани дельфинов обращает внимание А. П. Мангер (1975), он предполагает присутствие в них чувствительных нейронов, воспринимающих импульсы от желез, сосудов.

Взаимоотношения нервных узелков и нервных стволов в языке дельфинов разнообразны. Узел может располагаться на пересечении нескольких нервных стволов, иногда всего один ствол пронизывает узел. В одних случаях нервные пучки проходят по периферии ганглия или в его центре без видимых разветвлений, в других они распадаются на отдельные волокна, теряющиеся среди клеточных элементов или образующие сложно переплетенные клубочки (рисунок).

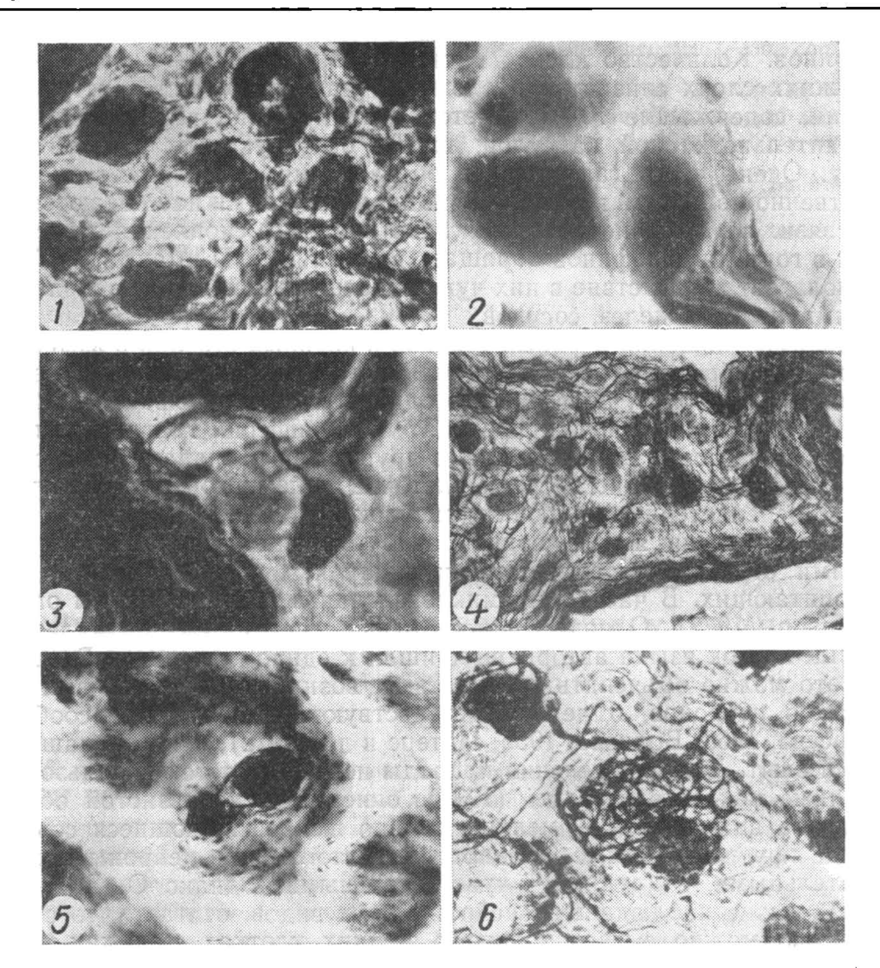
Микроганглии языка неоднократно описаны исследователями, изучавшими строение этого органа у различных представителей класса млекопитающих. В частности, микроганглии в языке афалины описаны Donaldson (1977). Однако относительно системной принадлежности нервных клеток языка авторы не пришли к единому мнению. В какой-то мере это можно объяснить трудностями, возникающими при выявлении отростков нейронов, о чем свидетельствуют литературные сообщения (Андреева, 1963; Волкова, 1955; Питерс и др., 1972), а также наш собственный опыт. Для определения природы нервных клеток использовались косвенные показатели. Ernei (1937), описавший в слизистой оболочке языка два вида клеток — мелкие, сильно импрегнирующиеся серебром, и более крупные светлые, предположил, что мелкие нейроны являются двигательными, а крупные — чувствительными. Однако О. В. Волкова (1955), также наблюдавшая нейроны двух видов, считает, что с достоверностью можно судить только о мелких клетках, так как наличие синаптических аппаратов говорит об их двигательной природе, наличие же чувствительных клеток можно только предполагать.

Характеризуя нейроны микроганглиев языка исследованных дельфинов, следует отметить, что они разнятся по форме, размерам и степени аргентофильности. В ганглиях, расположенных вблизи желез, обнаружены клетки типа униполярных нейронов.

Анализ полученных данных убеждает, что в состав интраорганного нервного аппарата языка дельфинов входят чувствительные и двигательные нейроны. Не вызывает сомнения их участие в регуляции секреторной активности слизистых желез языка.

Изучение морфологии интраорганного нервного сплетения желудка и двенадцатиперстной кишки дельфинов показало наличие нервноклеточных элементов во всех слоях сплетения — подсерозном, межмышечном и подслизистом. Наименее развитым является подсерозное нервное сплетение, в котором определяется небольшое количество узлов, состоящих из 3—5 нейронов. Интрамуральные ганглии, входящие в состав межмышечного и подслизистого нервных сплетений, содержат до 50 нервных клеток, встречаются здесь и одиночные нейроны. Наибольшее количество ганглиозных элементов было обнаружено в среднем и пилорическом отделах желудка. По своим морфологическим признакам описываемые клетки относятся к клеткам I и II типа Догеля. Последние чаще всего имеют один отросток. В межмышечном нервном сплетении соотношение клеток I и II типа Догеля колеблется от 3 : 1 до 4 : 1. В подслизистом сплетении количество нервных клеток II типа возрастает, встречаются ганглии, состоящие исключительно из 3—5 чувствительных нейронов.

Таким образом, желудочно-кишечный тракт дельфинов обладает хорошо развитым ганглионарным аппаратом. Многочисленные исследо-



1 — Микроганглий слизистой оболочки языка афалины (Бильшовский-Грос, ×200). *2* — Микроганглий в мышечной оболочке переднего отдела желудка афалины (Бильшовский-Грос, ×400). *3* — Униполярный нейрон у основания волокон перимедуллярной спорты дельфина (Бильшовский-Грос, ×200), *4* — Микроганглий в адвентициальном нервном сплетении вагинальной стенки афалины (Кампос, ×70). *5* — Межнейрональная связь типа «перицеллюлярной корзинки Кахаля». Адвентициальное нервное сплетение вагинальной стенки афалины (Кампос, ×300). *6* — Перикапсулярный аппарат чашевидной формы в микроганглии межмышечного нервного сплетения вагинальной стенки морской свиньи (Кампос, ×200).

вания интраорганной иннервации органов пищеварения у млекопитающих, исчерпывающая сводка которых имеется в монографии Е. П. Мельман (1970), содержат сведения по морфологии интрамуральных ганглиев пищеварительного тракта. Их деятельность, по мнению авторов, является необходимым звеном в системе нейро-гуморальных факторов, координирующих сложные секреторные и двигательные процессы пищеварения. Значительное развитие ганглионарного аппарата желудочно-кишечного тракта у исследованных нами животных, очевидно, обусловлено отсутствием у дельфинов механической и секреторной обработки пищи в ротовой полости и, как следствие, усложнением и интенсификацией процессов пищеварения в нижележащих отделах пищеварительного тракта, что, естественно, требует и более совершенных механизмов регуляции.

Ганглиозные элементы обнаружены были также в составе интрамуральных нервных сплетений органов мочеполовой системы дельфиновых.

Почка китообразных относится к типу множественных раздельных, т. е. представлена гроздью реникулов, покрытых общей фасцией. Иннервация последней напоминает по своей структуре нервный аппарат серозных оболочек: нервные пучки и отдельные волокна сопровождают мелкие артериолы, образуя локальные нервные сплетения. В составе этих сплетений по ходу крупных мякотных пучков располагаются микроганглии. Чаще всего они образованы 8—12 нервными клетками, встречаются и более мелкие узлы, состоящие из 2—3 нейронов. В большинстве своем это мультиполярные нервные клетки с хорошо очерченными ядрами. Наряду со зрелыми формами определяется незначительное количество нейробластов. Зафиксированы также микроганглии, большинство нервных клеток которых светлоокрашенные, ядра не очерчены. Одиночные нервные клетки униполярного типа мы наблюдали также в составе периваскулярного сплетения реникулов. Особый интерес вызывает факт обнаружения тонких нервных волокон и отдельных мультиполярных нейронов в основании пучков перимедуллярной спорты, имеющей специфическую для китообразных сетевидную фибромускулярную структуру. Учитывая явное сходство в строении волокон перимедуллярной спорты и стенок чашечки реникула, а также их топографическую близость, представляется логичным предположение о гомологии этого образования и форникальной мускулатуры лоханки и почечных чашечек других млекопитающих. По мнению некоторых авторов (Стопек и др., 1978; Швалев, 1965), описанная у отдельных видов млекопитающих адренергическая иннервация стенок лоханки и почечной чашечки обеспечивает перистальтические движения перечисленных структур. Обнаружение нервных волокон и отдельных ганглиозных элементов в основании пучков перимедуллярной спорты у дельфиновых, по-видимому, также указывает на сложные рефлекторные реакции, осуществляемые этим образованием в процессах экскреции.

Нейрогистологическое исследование стенок матки и влагалища дельфинов показало наличие здесь большого количества ганглиозных элементов. При этом нужно отметить, что если интрамуральные ганглии вагинальной стенки описаны у многих млекопитающих животных и человека (Зорина, 1965; Оноприенко, 1955; Хумашьян, 1958), то ганглионарный аппарат матки впервые обнаружен у дельфинов, наличие такового у других млекопитающих отрицается подавляющим большинством исследователей (Беляев, 1941; Зорина, 1965 и др.). В состав интрамурального нервного сплетения матки исследованных животных входят как типичные клетки I и II типа Догеля, так и значительное количество униполярных (или псевдоуниполярных) нейронов, которые, по некоторым данным (Шиндин, 1961), мигрировали сюда из спинальных ганглиев пояснично-крестцовой области. Униполярные нейроны, наряду с клетками II типа Догеля и биполярными нейронами относят к чувствительным нейронам автономной нервной системы. Определяются как отдельные униполярные клетки, так и небольшие нервные узлы (5—7 ед.), состоящие исключительно из одноотростчатых нейронов. Мультиполярные нервные клетки в большинстве своем являются двигательными вегетативными нейронами и по размерам значительно уступают чувствительным клеткам. Небольшие ганглии, состоящие из описанных выше форм нейронов (5—10 ед.) определяются исключительно в нервном сплетении миометрия. Не вызывает сомнения их важное функциональное значение для животных, родовой акт у которых протекает в водной среде. Вместе с тем обнаружение ганглиозных элементов в составе вегетативного нервного сплетения матки дельфинов представляет теоретический интерес. Наличие здесь двух типов нервных клеток — чувствительных и двигательных, которые относятся соответственно к элементам симпатической и парасимпатической природы, является косвенным доказательством двойной антагонистической иннервации этого органа. До сих пор этот вопрос был убедительно решен лишь для некоторых лабораторных жи-

вотных путем постановки морфологического эксперимента (Колосов, 1948).

Исследуя интрамуральное нервное сплетение вагины, мы обнаружили большое количество нервноклеточных элементов в адвентициальном и межмышечном слоях сплетения. Большинство в вагинальных ганглиях дельфинов составляют клетки I типа Догеля, являющиеся моторными нейронами сакрального парасимпатикуса. Определяются также клетки II типа Догеля и униполярные нейроны. При этом наряду с полностью дифференцированными нейронами отмечается значительное количество нейробластов и нервных клеток, находящихся на различных стадиях дифференцировки. В первую очередь, это наблюдение относится к молодым особям. Объяснением этому факту могут служить сведения о более поздней по сравнению с другими органами дифференцировке нейронов половых органов (Зорина, 1965). В то же время приведенные выше данные свидетельствуют о наличии некоторого количества малодифференцированных нейронов в ганглиях половых органов. Вероятно, здесь имеет место амитотическое деление вегетативных нейронов, физиологический смысл которого заключается в обеспечении замены клеток, пострадавших при патологических состояниях организма. В литературе имеются данные о способности вегетативных нейронов к делению (Зорина, 1965; Коблов, 1974).

Вместе с тем Н. Г. Колосов (1968), сравнивая строение узлов пищеварительного тракта различных животных, отметил у низших позвоночных большое количество малодифференцированных нейронов в составе интрамуральных ганглиев. Применительно к нашим данным это наблюдение может служить свидетельством некоторой архаичности в организации интраорганного нервного аппарата исследованных органов.

Наличие в составе нервных узлов пищеварительной и мочеполовой системы дельфинов двух типов нервных клеток — двигательных и чувствительных — позволяет говорить о возможности образования здесь местных рефлекторных дуг. Для окончательного убеждения в этом желательно было проследить синаптическую связь афферентных нейронов с двигательными. На наших препаратах мы дважды наблюдали убедительные картины межнейрональных связей внутри ганглиев. В одном случае это было гипертрофированное синаптическое окончание булавовидной формы. Во втором — связь между афферентным и эфферентным нейронами осуществлялась при помощи перицеллюлярной «корзинки Кахаля». Такая форма межнейронных связей была описана Г. Б. Агарковым (1964) в ганглиях надпочечных желез человека. Синаптическая связь между функционально различными нейронами является морфологическим субстратом собственной рефлекторной дуги вегетативной нервной системы. Следовательно, можно предположить, что вегетативные ганглии исследованных органов являются периферическими нервными центрами, способными осуществлять простейший анализ и синтез информации без участия в этом процессе высших отделов нервной системы.

В то же время наличие большого количества рецепторных окончаний на различных структурных компонентах ганглия, вплоть до самого нейрона, свидетельствует о возможности контроля за деятельностью вегетативных ганглиев со стороны центральной нервной системы в форме обратной связи.

Значительное количество клубочковидных и кустиковидных рецепторов наблюдается в строме нервного узла. Мы определяли рецепторы только свободного типа, часть из которых можно охарактеризовать как поливалентные: они одновременно могут иннервировать капсулу, строму и кровеносные сосуды. Последний факт служит убедительным доказательством чувствительной природы наблюдаемых структур, так как поливалентность является наиболее характерной особенностью афферентных окончаний.

Особое внимание мы уделяли вопросу чувствительной иннервации вегетативных нейронов, поскольку здесь речь идет не об обычных тканевых рецепторах, а о рецепторах самой нервной ткани.

Обнаруженные нами формы перикапсулярных окончаний соответствуют классификации, предложенной И. Д. Львом (1978). Это сетевидная, чашевидная и коконовидная формы. При последней форме волокна перикапсулярного сплетения, густо переплетаясь, охватывают капсулу вегетативного нейрона со всех сторон, обеспечивая, по-видимому, наиболее высокую степень контактности.

Таким образом, чувствительные нервные окончания обнаружены на всех структурных компонентах вегетативных ганглиев. Они, очевидно, играют важную роль в регуляции трофики периферических нервных узлов.

Суммируя вышеизложенное, нужно отметить, что к настоящему времени накоплен обширный материал по морфологии вегетативных ганглиев у представителей различных классов позвоночных, в первую очередь, млекопитающих. Определенный пробел, имеющийся в этом вопросе в отношении морских млекопитающих, мы попытались восполнить представленными данными. Морфологические наблюдения, касающиеся структуры ганглиев автономной нервной системы, явились основанием для физиологических исследований функций вегетативных ганглиев. Развивая идеи И. М. Сеченова, И. П. Павлова, К. М. Быкова, а также учитывая современные достижения нейроморфологии и нейрофизиологии, И. А. Булыгин и физиологи его школы разработали оригинальное направление исследования афферентного звена интерорецептивных рефлексов (Булыгин, 1964, 1966, 1974, 1976). В результате была тщательно изучена разнообразная деятельность вегетативных ганглиев, доказана их рецепторная и замыкательная функция. Таким образом, морфологические наблюдения нашли свое подтверждение в физиологических исследованиях.

Агарков Г. Б. Нервный аппарат надпочечных желез.— Киев: Медицина, 1964.— — 189 с.

Андреева Т. А. Сравнительногистологическое исследование нервного аппарата языка некоторых позвоночных животных // Уч. зап. Саратов. пед. ин-та.— Саратов. 1963.— Вып. 41.— С. 55—66.

Беляев Е. М. Современное состояние вопроса об иннервации матки и влагалища // Акушерство и гинекология.— 1941.— № 2.— С. 1—5.

Булыгин И. А. Замыкательная и рецепторная функция вегетативных ганглиев.— Минск: Наука и техника, 1964.— 227 с.

Булыгин И. А. Афферентные пути интероцептивных рефлексов.— Минск: Наука и техника, 1966.— 293 с.

Булыгин И. А. Рефлекторная функция вегетативных ганглиев.— Минск: Наука и техника, 1976.— 302 с.

Булыгин И. А., Камонов В. Н. Рецепторная функция вегетативных ганглиев.— Минск: Наука и техника, 1974.— 287 с.

Волкова О. В. Гангионарный аппарат языка // Докл. АН СССР.— 1955.— **103**, вып. 2.— С. 313—316.

Зорина А. А. Материалы к морфологии афферентной иннервации влагалища и матки: Автореф. дис. ... канд. мед. наук.— Л., 1965.— 30 с.

Коблов Г. А. Деление нервных клеток.— Саратов: Изд-во Саратов. мед. ин-та, 1974.— 72 с.

Колосов Н. Г. Нервная система пищеварительного тракта позвоночных и человека.— Л.: Наука, 1968.— 168 с.

Колосов Н. Г., Мещеряков А. М. К морфологии двойной иннервации некоторых органов // Архив АГЭ.— 1948.— **28**, вып. 1.— С. 103—134.

Лев М. Д. Перикапсулярные аппараты как афферентная форма межнейронных связей // Структурно-функциональная организация вегетативных ганглиев.— Минск: Наука и техника, 1978.— С. 832—849.

Мангер А. П. Морфология и функционирование гортани у некоторых китообразных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1975.— 30 с.

Мельман Е. П. Функциональная морфология иннервации органов пищеварения.— М.: Медицина, 1970.— 326 с.

Оноприенко Н. В. О состоянии нервного аппарата матки и влагалища при беременности // Акушерство и гинекология.— 1955.— № 1.— С. 13—19.

Питерс А., Палей С., Уебстер Г. Ультраструктура нервной системы.— М.: Мир, 1972.— 481 с.
Райская М. Т. Тканевые структуры языка в фило- и онтогенезе.— Волгоград, 1967.— 166 с.
Стопек Д., Галебонс А., Спртяков М. Адренергическая и холинергическая иннервация почек некоторых млекопитающих // Архив АГЭ.— 1978.— **75**, вып. 9.— С. 37—43.
Хумашьян М. П. К морфологии нервного аппарата влагалища // Там же.— 1958.— **35**, вып. 1.— С. 42—47.
Швалев В. Н. Иннервация почки.— М.: Наука, 1965.— 179 с.
Шиндин С. М. Микроморфология тазового нервного сплетения сельскохозяйственных животных: Автореф. дис. ... докт. вет. наук.— Л., 1961.— 45 с.
Donaldson B. J. The tonque of the bottle nose dolphin (Tursiops truncatus) // Functional Anatomy of marine mammals.— London; New York, 1977.— N 3.— P. 175—199.
Ernei S. Ein Beitrag Zur Kentniss der Nerven und Ganglien der Zunge // Anat. Anz.— 1937.— **3**, N 12.— S. 16—28.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 05.02.90

Peripheric Centres of Neural Regulation in Dolphins. Nechaeva S. V., Veselovsky M. V., Gilevich S. A., Gulo V. L.— Vestn. zool., 1991, N 2.— Neurocellular elements are found to be a component of intraorganic neural plexi of the tongue, stomach, duodenum, kidneys, uterus and vagina. Vegetative neurons are different in shape and size and their diversity agrees with A. S. Dogiel's classification.

ЗАМЕТКИ

Определение возраста кавказской агамы по слоям в кости. Попытки определения возраста рептилий умеренных широт по слоям в кости показали, что существует четко выраженная периодичность роста в кости, причем видимые на шлифах узкие темные слои можно принимать как зимние, а широкие светлые — как весенне-летние; со стороны эндоста идет процесс резорбции ранее отложившейся костной ткани, что приводит к полному или частичному исчезновению первых слоев. Были исследованы датированные особи кавказской агамы *(Agama caucasica Eichw.)* в юго-восточном Кобустане. Сеголеток после искусственной инкубации метили и выпускали в природу (в 1979—1982 гг., n=48). Готовили поперечные шлифы (30 мкм) из середины диафиза, их декальцинировали 5—10 мин в растворе HNO_3 и после промывки рассматривали под микроскопом (×56). В шлифах костей взрослых особей отчетливо видны широкие светлые (в результате роста кости) и узкие темные полосы склеивания. В результате изучения нашего материала сделан вывод: 1) количество линий склеивания на шлифах всех костей, взятых от одной особи, одинаково; 2) линии склеивания у сеголеток в возрасте 3 мес. отсутствуют; 3) число линий склеивания от первой зимовки резорбируется частично, сохраняясь даже у 5-летних особей; 4) полученные данные показывают, что возраст кавказских агам можно определять по слоям в костях.— **Н. Э. Новрузов** (Институт зоологии АН АзССР, Баку).